ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DES FRUCHTKNOTENS DER BIRKE

VON

DR. MARGARETE STREICHER

(MIT 3 TAFELN)

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 12. JULI 1917

Vorliegende Arbeit ist eine Nachuntersuchung der Entwicklung der weiblichen Blüte von *Betula* (speziell *Betula pendula*) im engsten Anschluß an Nawaschin's Arbeit »Über die gemeine Birke und die morphologische Deutung des Chalazogamie«. Eine solche erschien um so wünschenswerter, als diese und die anderen in Betracht kommenden Arbeiten in ihren Ergebnissen so stark voneinander abweichen, daß über die Ontogenie der weiblichen Blüte noch keineswegs völlige Klarheit herrscht. Die Abweichungen betreffen teils die Darstellung selbst, teils zeigen sie sich in der Deutung der beobachteten Tatsachen, die je nach dem Standpunkte, den der Autor einnimmt, verschieden ausfällt.

Die Literatur über die Blütenentwicklung von *Betula* ist nicht sehr umfangreich. Die ausführlichste und wichtigste Arbeit ist zweifellos die schon erwähnte von Nawaschin. Das Endergebnis läßt sich am besten mit seinen eigenen Worten[1] wiedergeben: »Im ersten Stadium ist der Fruchtknoten noch unentwickelt, die Blütenachse hat zwei erste Blätter, die Carpellblätter, getrieben; ihr Scheitel bietet eine noch einfache, axile Placenta dar. Zur Zeit der Bestäubung (zweites Stadium) haben die beiden Carpelle ihre vollkommene Ausbildung erreicht; sie bilden jetzt zwei Narben und einen kurzen Griffelkanal. Die Blütenachse entwickelt sich weiter, sie ist zur Bildung eines folgenden Paares von Blättern geschritten, welche die Anlagen der Samenknospen darstellen. In diesem Stadium erscheint die axile Placenta gelappt. Zur Zeit der Befruchtung (drittes Stadium) sind die Carpelle längst vertrocknet, die Blütenachse ist ausgewachsen und bildet den fertigen, zwar auch jetzt nicht geschlossenen Fruchtknoten. Der Scheitel der Blütenachse trägt zwei Samenknospen, die erst jetzt ihre vollkommene Ausbildung erreicht haben.« Näher will ich hier auf Nawaschin's Arbeit nicht eingehen, da sich im Laufe meiner eigenen Darstellung genug Gelegenheit bieten wird, einzelne Punkte ausführlich zu besprechen.

Eine kurze Darstellung der Entwicklung des Fruchtknotens von *Betula* — die erste, die wir besitzen (1854) — findet sich in Schacht's »Entwicklungsgeschichte der Cupuliferen- und

[1] Nawaschin. Über die gemeine Birke und die morphologische Deutung der Chalazogamie. Mémoires de l'Académie Impériale de Sciences de St. Petersbourg, VII. Série, Tome XLII, Nr. 12 (1894), p. 12.

Betulineenblüte«.[1] Das Ergebnis seiner Untersuchung läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß der Fruchtknoten der Birke aus zwei Blättern besteht, die an ihren verwachsenen, das heißt nicht getrennten Rändern je einen Samenträger erzeugen. Einer davon ist unfruchtbar, der andere entwickelt zwei Samenanlagen. Aus dem Grunde der Fruchtknotenhöhle erhebt sich der Stammteil der Blüte als sogenanntes »Mittelsäulchen«, das sich mit den beiden Samenträgern verbindet, wodurch der Fruchtknoten im unteren Teile zweifächerig erscheint.

Wolpert schließt sich in seiner[2] »Vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Alnus, Alnobetula* und *Betula*« der Auffassung Schacht's im wesentlichen an. Er hält jedoch beide Samenträger für fertil, so daß ursprünglich vier Samenknospen angelegt werden; aber zwei abortieren im Laufe der (phylogenetischen, wie aus einer anderen Stelle hervorgeht) Entwicklung. Die Zweifächerigkeit des Fruchtknotens im unteren Teil erklärt er durch Verwachsen der beiden Placenten zu einer Scheidewand. — Man sieht sofort, daß diese Auffassung Wolpert zu einer Polemik gegen Nawaschin führen mußte; wir werden noch sehen, wie weit er damit Recht hat. — Erwähnt sei hier noch ein Angriff gegen Nawaschin. Celakovsky kommt in seinem »Epilog zu meiner Schrift: ‚Über die Placenten der Angiospermen'« auch auf Nawaschin's »eigentümliche Deutung des Fruchtknotens der Birke« zu sprechen und sagt[3], daß er »bei aller Achtung vor seinen tatsächlichen Beobachtungen Nawaschin's theoretischen, morphologischen wie phylogenetischen Vorstellungen« nicht zustimmen kann. Seine »unhaltbare Deutung« erklärt Celakovsky durch das Streben, die Plazenten um jeden Preis als Achsengebilde darzustellen. Dagegen könnte man aber mit gleichem Rechte Celakovsky selbst vorwerfen, er suche die Placenten um jeden Preis als Teile der Fruchtblätter darzustellen. Celakovsky bringt keine tatsächlichen Berichtigungen, sondern erklärt auf Grund seiner theoretischen Vorstellungen über Fruchtknoten- und Placentenbildung Nawaschin's Deutung für unhaltbar. Ein näheres Eingehen auf seine Einwände würde daher eine ausführliche Besprechung seiner Theorie voraussetzen; eine solche liegt aber nicht im Rahmen dieser Arbeit.

Morphologie der weiblichen Blüten.

Zunächst wollen wir uns nun über die morphologischen Verhältnisse der weiblichen Blüten im allgemeinen orientieren[4] und dann die Entwicklungsgeschichte einer einzelnen Blüte verfolgen. Die weiblichen Blüten von *Betula* stehen am Ende ein- bis dreiblättriger Triebe in razemös aufgebauten Kätzchen, die einzeln, selten zu zweien, in den Achseln von Deckblättern entstehen. Sie werden schon im Sommer vor ihrer Reife angelegt — Lohwag[5] fand ihre erste Anlage bei *Betula papyrifera* am 4. Juni (1907), bei *Betula alba* am 8. Juni — und überwintern in der Knospe. Die Spindel des Kätzchens trägt meist in der Anordnung $^5/_{13}$ Deckblätter, in deren Achseln dreiblütige Dichasien sitzen. Jede Mittelblüte hat nämlich zwei Vorblätter, die in ihren Achseln je eine Seitenblüte erzeugen. Am Querschnitte durch eine solche Blütengruppe (Fig. 1) erkennt man, daß die mittlere Blüte am höchsten inseriert ist, da ein Schnitt, der sie in Verbindung mit der Achse zeigt, die Seitenblüten schon oberhalb ihrer Insertionsstelle trifft (Fig. 1, 1). In wenigen Fällen fand ich nur die Mittelblüte mit ihren Vorblättern entwickelt, die Seitenblüten fehlten (Fig. 2), und zwar mehreremal

---

[1] Schacht, Entwicklungsgeschichte der Cupuliferen- und Betulineenblüte in »Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse«, Berlin 1854.

[2] Wolpert, Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Alnus Alnobetula* und *Betula*; Flora, Band 100 (1910).

[3] Celakovsky, Epilog zu meiner Schrift: »Über die Placenten der Angiospermen«. Sitzungsberichte der königl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, 1899, p. 17 und 19.

[4] Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. II, 1. Abt., Bogen 13 bis 18: Cupuliferen.

[5] Lohwag, Beitrag zur Kenntnis der Zeit der ersten Blütenanlage bei Holzpflanzen. Öst. bot. Zeitschrift, LX. Jahrgang, p. 372.

an derselben Infloreszenz. — Jede Blüte besteht nur aus dem Fruchtknoten mit zwei Narben, ein Perianth ist nicht vorhanden. Im fertigen Zustande (Fig. 3) ist er im unteren Teile durch eine median, also senkrecht zum Deckblatte verlaufende Scheidewand in zwei Fächer geteilt; oben stehen diese durch einen transversalen Spalt miteinander in Verbindung, da der Zusammenhang der Scheidewand mit den Wänden des Fruchtknotens an der inneren, der Achse zugekehrten Seite früher aufhört als an der äußeren, dem Deckblatte zugekehrten Seite. Die Scheidewand reicht also nicht bis zur Spitze der Fruchtknotenhöhle, sondern endet früher, indem sie sich nach der Trennung von der inneren Wand in einer Vorwölbung der äußeren fortsetzt, die sich nach oben allmählich verliert. — Der früher erwähnte quergestellte Spalt setzt sich nach oben weiter fort, wobei er im Griffelteil immer enger wird, und mündet zwischen den beiden transversal, also über den Fruchtknotenfächern stehenden Narben nach außen. Erst bei der völlig reifen Frucht tritt oben ein vollkommener Verschluß der Fruchtknotenhöhle ein. — Ziemlich hoch oben an der Scheidewand ist in jedem Fach eine anatrope, von einem Integument umhüllte Samenanlage befestigt, deren Mikropyle aufwärts und auswärts gerichtet ist. Befruchtet werden beide Ovula, aber nur eines entwickelt sich weiter; die Frucht, ein Nüßchen, ist daher einsamig. Sie trägt an jeder Seite einen zarten, durchsichtigen Flügel, der aus zwei Lamellen besteht, die eine direkte Fortsetzung der Fruchtknotenepidermis bilden. — Zur Zeit der Fruchtreife verwächst das Deckblatt mit den beiden Vorblättern zu einer dreilappigen Schuppe, die sich samt den Früchten von der Spindel loslöst.

Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens nach eigenen Untersuchungen.

Um in der Entwicklung der Blüte kein Stadium zu überspringen, fixierte ich die weiblichen Infloreszenzen in ganz kurzen Zeiträumen, nämlich nach je fünf bis sechs Tagen; zur Zeit der Bestäubung, wo die Entwicklung sehr rasch vor sich geht, in Zwischenräumen von je zwei bis drei Tagen teils in Alkoholeisessig, teils in Alkohol allein. Sie wurden dann in Paraffin eingebettet und die Mikrotomschnitte mit Safranin oder mit Safraningentianaviolett, einige auch mit Hämatoxylin gefärbt. Wolpert's Angabe,[1] daß sich die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüten im Gegensatze zu der der männlichen nicht gut auf Serienschnitten verfolgen läßt, kann ich nicht bestätigen. Ich fand, daß sich namentlich die jungen Stadien ausgezeichnet schneiden lassen; die älteren, schon verholzenden, ergeben zwar öfter keine lückenlosen Serien, doch immerhin brauchbare Präparate. Und wenn die Rekonstruktion der männlichen Blüten als körperliche Gebilde aus Schnitten möglich ist, so sehe ich keinen Grund, warum sie bei den weiblichen unmöglich sein soll; die Schwierigkeit ist in beiden Fällen ganz dieselbe. — Auch Nawaschin stützt sich in seiner Darstellung zum großen Teil auf Mikrotomschnitte.

Betrachten wir nun eine ganz junge Infloreszenz (3. Juli 1915) im Längsschnitte. Die Blütenanlagen erscheinen als rundliche, meristematische Höcker in den Blattachseln (Fig. 4). An lospräparierten Deckblättern kann man deutlicher als an Schnitten die Anlagen der Mittelblüte, ihrer Vorblätter und der Seitenblüten erkennen (Fig. 4 *a*). Fig. 5 zeigt eine am 11. Oktober fixierte Infloreszenz im Längsschnitt, Fig. 5 *a* ein Dichasium in der Achsel eines Deckblattes. Am Querschnitte sehen wir die beiden Vorblätter ein wenig gegen das Deckblatt verschoben, nicht genau rechts und links stehend (wie es dem theoretischen Diagramm entsprechen würde). Fig. 6. In diesem Stadium tritt am Scheitel jeder Blütenanlage eine leichte Einsenkung auf (Fig. 5, 5 *a*, 7), offenbar bleibt die Mitte im Wachstum zurück. Bald erheben sich zwei transversal, also rechts und links stehende Höcker, die Anlagen der beiden Narben (Fig. 8, 9), die schon in diesem Stadium durch die Färbung sich dem übrigen Gewebe gegenüber als differenziert erweisen. Während sie sich verlängern, wächst auch der Rand der Blüten-

---

[1] L. c., p. 47.

anlage, stets in Verbindung mit ihnen, empor, wobei der innere, der Achse zugekehrte, dem äußeren gegenüber gefördert erscheint. Der Querschnitt durch eine Blüte (Fig. 10) hat daher die Form eines Halbmondes, dessen Öffnung gegen das Deckblatt gerichtet ist. Dieses Zurückbleiben der Außenseite wird später ausgeglichen, im fertigen Zustande sind beide Seiten gleich hoch. — In einer etwas älteren Blüte sind die Narben auch außen an ihrer Basis vereinigt; unterhalb der halbmondförmigen Schnitte gibt es daher auch ringförmige (Fig. 11). Diese jetzt emporwachsenden Blütenteile bilden eine oben offene Höhlung, die als Anfang der Fruchtknotenhöhle zu betrachten ist. In diesem Stadium zeigt sich schon eine Andeutung der Gefäßbündel, die später in die beiden Narben gehen, in der Längsstreckung gewisser Zellen (Fig. 12).

Die Infloreszenz ist zu dieser Zeit noch immer in der Knospe eingeschlossen; das Wachstum geht sehr langsam vor sich, denn vom ersten Auftreten der Narben (etwa Ende Dezember) bis zum Aufbrechen der Knospen (Mitte April) findet nur dieser Teil der Entwicklung statt; die Vollendung geht viel rascher und ist im wesentlichen Mitte Mai schon abgeschlossen. — Beim Aufbrechen der Knospen, das zugleich mit dem Stäuben der männlichen Blüten eintritt, erfahren die Narben eine bedeutende Verlängerung; dadurch kommen sie zwischen den Deckblättern hervor, was ja für das Auffangen der Pollenkörner wichtig ist. Damit ist das Stadium erreicht, das Nawaschin als das erste bezeichnet; der Fruchtknoten ist noch unentwickelt, die Blütenachse hat als erstes Blattpaar die Carpellblätter getrieben.

Mit dem Stäuben der männlichen setzt nun die weitere Entwicklung der weiblichen Blüten ein, die am deutlichsten auf Querschnitten zu verfolgen ist. Fig. 13 zeigt vier Schnitte, die derselben Serie angehören. Im untersten (Fig. 13 *a*) tritt ein zentraler Gewebeanteil deutlich hervor, da er sich viel stärker anfärbte. Im nächsten Schnitte verläuft mitten durch dieses Meristem, das ich als Anlage der Placenta betrachte, in transversaler Richtung ein Spalt, der es in eine innere, der Achse zugewendete, und in eine äußere, dem Deckblatte zugewendete Hälfte teilt, die in dieser Höhe ziemlich gleich sind. Höher oben aber werden sie ungleich, die äußere Hälfte ist stärker entwickelt; sie reicht auch höher hinauf als die innere. Schließlich hört aber auch sie auf und nun wiederholen die nächsten Schnitte fast ganz genau die Formverhältnisse der jüngeren Stadien: es folgen nämlich solche, die in der Mitte den Spalt zeigen, der zwischen den Narben verläuft und jetzt oben die Fortsetzung der sich entwickelnden Fruchtknotenhöhle bildet; dann Schnitte, die zwar noch die innere, aber nicht mehr die äußere Wand treffen, die anfängliche Förderung der Innenseite ist also hier noch zu erkennen. Zuletzt erscheinen nur mehr die beiden Narben getroffen (Fig. 14). — Offenbar ist die Blüte ringförmig in die Höhe gewachsen, die älteren Teile wurden von den neugebildeten emporgehoben. Der tiefste Punkt des Spaltes, der die ganz jungen Blüten durchzieht, ist jetzt an der Basis der Narben zu suchen; alles darunterliegende ist durch ein völlig einheitliches Emporwachsen entstanden. — Das stimmt genau mit Nawaschin's Darstellung[1] überein, nach der »die zwei Carpellblätter nur die Narben und den kurzen Griffelteil bilden, während der untere Teil des Fruchtknotens durch das Heranwachsen der Achse entsteht«.

In der Regel gliedert sich der äußere Anteil der Placenta, der anfangs (Fig. 13 *b*, *c*) als unsymmetrische Vorwölbung erscheint, beim weiteren Wachstum seitlich von der Wand ab (Fig. 15), während der innere sich durch seine Beschaffenheit zwar noch deutlich von der Umgebung unterscheidet, aber in inniger Verbindung mit ihr bleibt. Es kommt zuweilen vor, daß auch der innere Anteil der Placenta seitlich frei wird; solche abweichende Fälle möchte ich aber erst später besprechen und mich jetzt auf die normale Entwicklung beschränken, bei der das an der Achsenseite liegende Meristem beim weiteren Wachstum allmählich verschwindet.

Die Tangentialschnitte zeigen in Übereinstimmung mit den eben besprochenen Querschnitten die Placenta am Grunde der Fruchtknotenhöhle als meristematischen Zapfen. Fig. 16 entspricht genau

[1] L. c., p. 6.

einem Schnitt durch Fig. 14_9 in der Linie *a...b*; die äußere, zur Weiterentwicklung kommende Placenta ist also auf einer Seite noch nicht frei. Etwas ältere Fruchtknoten ergeben Bilder wie Fig. 17 *a* und 17 *b* (aus derselben Serie); der dem Deckblatte näher liegende Schnitt *a* zeigt die Placenta in Verbindung mit der Wand, von der sie sich durch ihre Beschaffenheit deutlich unterscheidet; in einem der nächsten Schnitte (Fig. 17 *b*) ragt sie scheinbar frei empor. Man darf sich aber durch dieses Bild nicht verleiten lassen, zu glauben, daß dieser Zapfen wirklich allseitig frei emporragt; der Vergleich mit dem entsprechenden Querschnitt (Fig. 15) beweist, daß er in einer auf die Bildfläche normalen Ebene mit der äußeren Fruchtknotenwand zusammenhängt. Im Tangentialschnitt kann also diese Verbindung nicht getroffen werden; wenigstens zeigt sie ein einzelner Schnitt nicht in klarer, anschaulicher Weise, die Rekonstruktion der aufeinanderfolgenden Schnitte muß natürlich völlige Übereinstimmung mit den Querschnitten ergeben. — Es treten dann als erste wahrnehmbare Anlagen der Ovula rechts und links an der Placenta zwei meristematische Höcker auf, wodurch sie nach Nawaschin's Ausdruck »gelappt« erscheint (Fig. 18).

Vergegenwärtigen wir uns jetzt noch einmal den Entwicklungszustand einer einzelnen Blüte — er entspricht offenbar dem zweiten Stadium in Nawaschin's Darstellung —, um zu sehen, welche Veränderungen bis zur definitiven Ausgestaltung noch vor sich gehen müssen. Es ist schon deutlich eine Fruchtknotenhöhle vorhanden, die allerdings sehr eng ist; oben findet sie ihre Fortsetzung in dem zwischen den Narben nach außen mündenden Spalt, ist also ungeschlossen. Ein radialer, durch die Mitte der Blüte gehender Längsschnitt trifft den Spalt seiner ganzen Länge nach, zeigt also besonders deutlich, daß der Fruchtknoten oben ungeschlossen ist. Die weiter rechts und links liegenden Schnitte treffen die Höhlung dort, wo sie durch die transversal stehenden Narben oben abgegrenzt erscheint (Fig. 19). — Die ersten Querschnitte durch die Höhle, von unten an gezählt, zeigen an der dem Deckblatte näher liegenden Wand die Anlagen der zwei Ovula. Gehen wir tiefer in jene Region, wo keine Höhlung mehr vorhanden ist, so hebt sich in den nächsten Schnitten stets noch ein zentrales Gewebe deutlich hervor; es ist aber nicht scharf gegen seine Umgebung abgegrenzt. In noch tieferen Schnitten verschwindet es, das ganze Gewebe des Fruchtknotens ist hier durchaus gleichartig (Fig. 18).

In nur wenig älteren Blüten sehen wir in der Serie der Querschnitte zwischen den Schnitten mit dem zentralen Meristem und denen mit den wandständigen Anlagen der Ovula noch solche auftreten, die rechts und links je einen Spalt aufweisen, der von ungleichartigen Elementen begrenzt ist: außen schwach färbbare, große Zellen, innen kleine, meristematische (Fig. 20). Damit ist aber ein Querschnittsbild gegeben, wie es ganz ähnlich im fertigen Zustande in einer bestimmten Höhe wiederkehrt, nämlich eine zentrale Scheidewand, die rechts und links je eine Samenanlage trägt. Offenbar ist diese Zone durch das Heranwachsen des zentralen Meristems und die gleichzeitige ringförmige Erhebung der Fruchtknotenwand entstanden. Das Meristem wird bei der Bildung der Scheidewand aufgebraucht. — Während aber früher die Placenta an ihrer inneren Seite frei war — auch Nawaschin gibt ausdrücklich an,[1] daß die Anlage der Samenknospen »an der freien, inneren Seite der axilen Placenta« erfolgt — bleibt sie jetzt beim Emporwachsen auch mit der inneren Fruchtknotenwand verbunden. Es ist klar, daß dadurch eine mediane Scheidewand entsteht, die absolut keine Verwachsungsstelle zeigt, sondern ganz einheitlich ist (Fig. 20). Im obersten Teile trägt sie links und rechts die Ovula; diese vergrößern sich in dieser Zeit bedeutend. Während sie früher eine schwache, meristematische Vorwölbung an der Placenta bildeten (Fig. 21), erscheinen sie jetzt als halbkugelige Höcker (Fig. 22). Infolge dieser Größenzunahme greifen sie mit ihrer Insertionsstelle auf die heranwachsende Scheidewand über, zeigen also schon dasselbe Verhalten wie im fertigen Zustande: sie sind teils an der äußeren Wand, teils an der medianen Scheidewand befestigt (Fig. 23 und Fig. 3). Durch weiteres gemeinsames Emporwachsen von Fruchtknoten- und Scheidewand entsteht schließlich

---

[1] L. c., d. 7.

der unterste Teil der beiden Fächer. Der die Ovula tragende Scheitel der Placenta wird immer höher emporgehoben, während der unterhalb entstehende Teil nicht mehr als Träger der Samenanlagen erscheint, sondern nur die beiden Fächer abgrenzt, in die sie nach ihrer völligen Ausbildung hineinhängen.

Damit nähern wir uns immer mehr dem dritten Stadium, dem der definitiven Ausgestaltung des Fruchtknotens. An den Samenanlagen beginnen sich Nucellus und Integument zu differenzieren (Fig. 24). Aus dem Rest meristematischen Gewebes an der der Achse näher liegenden Wand bildet sich um diese Zeit ein Wulst aus, der sich an der gegenüberliegenden Wand zwischen die beiden Ovula hineinlegt, zwischen denen er sich mit der Placenta vereinigt (Fig. 25). Er bildet so eine Fortsetzung der Scheidewand nach oben hin an der Innenseite. — An der Fruchtknotenwand kann man nun schon die außen gelegenen mechanischen Elemente und das lockere Parenchym unterscheiden, das Nawaschin als »Füllgewebe« bezeichnet.[1] Es spielt eine wichtige Rolle bei der Vermittlung der Befruchtung, indem es den Pollenschlauch, der noch nicht die Fähigkeit, Hohlräume zu durchwachsen, erlangt hat, zu den Samenanlagen leitet. Mit seiner Ausbildung hängt auch der Verschluß der Fruchtknotenhöhle, die bis jetzt oben offen ist, aufs engste zusammen. Denn das Füllgewebe bildet an der Innenseite die Fortsetzung des Wulstes, der sich zwischen die Ovula hineinlegt, nach oben hin; an der Außenseite eine Fortsetzung der Ovula, so daß auf Querschnitten in dieser Höhe scheinbar noch zwei wandständige Samenanlagen vorhanden sind, wenn man nur den Umriß betrachtet. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man aber, daß das Gewebe hier aus den charakteristischen, lockeren, inhaltsarmen Parenchymzellen besteht (Fig. 26), also als »Füllgewebe« zu betrachten ist. — Durch dieses Hineinwuchern des Füllgewebes von den Wänden nach innen wird die Fruchtknotenhöhle oben schon bedeutend verengt. Je mehr wir uns nun dem Griffelteil nähern, desto kleiner wird der Querschnitt des ganzen Fruchtknotens und damit nimmt auch die Öffnung nach oben ab, und zwar rascher in transversaler Richtung als in medianer. Die Vorwölbungen des Füllgewebes treten immer mehr zurück (Fig. 27 *a* und 27 *b*), so daß schließlich nur ein ganz schmaler Spalt von rechts nach links verläuft (Fig. 28). Es kommt zu einer Berührung der äußeren und inneren Wand (Fig. 29 *a*), die Grenze zwischen ihnen ist hier noch deutlich wahrzunehmen. Bei der reifen Frucht tritt ein Verschmelzen und damit ein völliger Verschluß ein (Fig. 29 *b*).

Fig. 28 zeigt auch die schon von Nawaschin beschriebene Stärkeanhäufung im Griffelteile. Im höher gelegenen Schnitt ist die Stärke in der Nähe der Gefäßbündel lokalisiert, tiefer unten aber gleichmäßig verteilt. Vielleicht dienen die zwei in die Narben gehenden Gefäßbündel unter anderem auch der Zuleitung dieses Reservestoffes, der für die Ernährung des Pollenschlauches in der Zeit zwischen Bestäubung und Befruchtung hier aufgespeichert wird.[2] Für die Versorgung der Ovula kommen sie wohl nicht in Betracht, sie stehen in gar keiner räumlichen Beziehung zu ihnen. Die Samenanlagen werden durch ein Gefäßbündel ernährt, das die zentrale Scheidewand der Länge nach durchzieht und sich oben in zwei Äste gabelt, die in die Ovula gehen.

Die Bildung der häutigen Flügel, die an beiden Seiten der Frucht zu finden sind, beginnt ungefähr gleichzeitig mit der der Scheidewand. Die Epidermiszellen, die den Fruchtknoten seitlich begrenzen, zeigen einen deutlichen Unterschied gegen die benachbarten: sie sind in lebhafter Teilung begriffen und führen einen großen Kern, während die übrigen schon völlig erwachsen erscheinen (Fig. 30). Da die inneren Zellen sich nicht oder nur in viel geringerem Maße vergrößern und vermehren, so haben die Epidermiszellen hier nicht mehr alle nebeneinander Platz. Sie drängen sich gegenseitig hinaus, und zwar kann es, wie sich aus der Zeichnung ohneweiters ergibt, am leichtesten an der seitlichen Kante des Fruchtknotens geschehen, daß sich der Gewebeverband der Zellen löst: so entstehen die beiden einen Hohlraum einschließenden Lamellen als direkte Fortsetzung der Epidermis des Fruchtknotens (Fig. 31).

---

[1] L. c., p. 9.

[2] L. c., p. 20.

Vergleich mit den Ergebnissen der früheren Arbeiten.

Nawaschin.

Im allgemeinen stimmen meine Ergebnisse mit denen Nawaschin's überein, nur in zwei Punkten weiche ich von ihm ab: 1. in der rein mechanischen Erklärung der Placentation, die er gibt; 2. in der Frage, ob an der inneren Wand des Fruchtknotens Samenanlagen auftreten können oder nicht.

Nawaschin versucht eine rein mechanische Erklärung der Placentation bei *Betula* in folgender Darstellung:[1] »Die ganze Blütenanlage erfährt von den Wänden der Achselhöhle einen stetigen Druck, den sie nach der Richtung des minderen Widerstandes, nämlich nach außen, zu überwältigen sucht, indem sie ihr Deckblatt mehr und mehr abdrängt. Aus diesen Umständen resultiert die plankonvexe Form der Blütenanlage, welche mit ihrer konvexen Außenseite dem Deckblatt zugekehrt ist. — Der ungleichmäßige Druck, den die Blütenanlage bei ihrer Entwicklung erfährt, bewirkt aber noch eine andere, weit wichtigere Erscheinung als die Hervorwölbung der Außenseite des jungen Fruchtknotens, obgleich die erstere durch die letztere gewissermaßen beeinflußt, respektive gekennzeichnet ist. Die resultierende Form der Blütenanlage erweist nämlich, daß hier eine Bevorzugung des Wachstums der äußeren Seite stattfinden muß. Die Scheitelmitte der Blütenachse, in dieses einseitige Wachstum passiv hineingezogen, wird auf die Wand der rudimentären Fruchtknotenhöhle ein wenig hinaufgerückt. — Will man das dadurch sich ergebende Verhalten als durch Verwachsen des Scheitels der Blütenachse mit der äußeren Wand des Fruchtknotens entstanden deuten, so kann dies wohl ebenso berechtigt sein, da die Scheitelmitte allein sich hier als reines Produkt der Achse betrachten läßt, während man den unteren Teil der Fruchtknotenwand ebensogut für ein Blattgebilde als für einen peripheren Teil der Achse halten kann. Im nachstehenden wird jedoch die erste, rein mechanische Deutung der Entstehungsart des angegebenen Verhaltens ihre volle Berechtigung finden.«

Um nun im einzelnen auf Nawaschin's Erklärungsversuch einzugehen, wollen wir zunächst fragen, wodurch denn in der Achselhöhle ein Druck zustande kommt und wieso er ungleich ist. Die Infloreszenzen werden in festgeschlossenen Knospen angelegt. In der Achsel jedes Deckblattes entsteht eine Mittelblüte, ihre zwei Vorblätter und in deren Achseln die Seitenblüten. Allen diesen Bestandteilen des Dichasiums steht bis zum Aufbrechen der Knospen nur ein beschränkter Raum zur Verfügung, da außen das Deckblatt und innen die Achse ein Hindernis bildet. Seitlich grenzen andere Dichasien an, die sich auch auszudehnen trachten, wobei ihre Bestandteile sich in verschiedener Weise ineinander schieben, um den Raum möglichst auszunutzen. Die Achse kann nun dem Drucke der wachsenden Blüten nicht ausweichen, da die Wirkungen aller rings an ihr inserierten Blüten sich offenbar gegenseitig aufheben; das Deckblatt aber kann nach außen abgedrängt werden, anfangs nur wenig, beim Öffnen der Knospen aber immer mehr. Dadurch wird an Raum gewonnen, und zwar nicht nur nach außen, sondern auch seitlich, da mit der Entfernung von der Achse auch der Abstand von den benachbarten Blütengruppen in tangentialer Richtung zunimmt. — Genau genommen ist es also ein Widerstand, den das Deckblatt den sich vergrößernden Blatt- und Blütenanlagen entgegensetzt. Er äußert sich natürlich als ein von außen nach innen wirkender Druck des Deckblattes; aber er muß stets etwas kleiner als der von innen nach außen wirkende sein, sonst könnten ja die Blüten ihr Deckblatt nicht abdrängen. Das macht es schon unwahrscheinlich, daß dieser Widerstand oder Druck des Deckblattes einen formenden Einfluß auf die Blüte hat; denn sie erweist ja durch ihr Hinausdrängen des Deckblattes, daß die ihr innewohnende Wachstumsenergie hinreicht, um dieses Hindernis allmählich zu überwinden. — Indirekt überwältigt sie dadurch auch den Widerstand der Achse, der sonst unüberwindlich wäre, indem sie ihm einfach ausweicht.

---

[1] L. c., p. 5.

Wenn nun auch tatsächlich der Widerstand an der Außenseite der Achselhöhle des Deckblattes geringer ist als an der Innenseite, so folgt daraus durchaus nicht mit Notwendigkeit, daß die Außenseite der Blütenanlage der Innenseite gegenüber eine Förderung im Wachstum erfahren muß. Denn durch das Hinausdrängen des Deckblattes wird der Raum in der Achselhöhle größer. Dadurch gewinnen aber alle hier vorhandenen Blüten- und Blattanlagen, sowie sie ja auch alle gemeinsam das Hinausdrängen verursachen. Wollte man annehmen, daß nur die dem Deckblatt unmittelbar benachbarten Teile von dieser Vergrößerung des Raumes Vorteil haben, so kämen da zunächst gar nicht die Blüten in Betracht, sondern in erster Linie die Vorblätter; an sie grenzen nach innen die Seitenblüten, ganz innen erst (und etwas höher inseriert), liegt die Mittelblüte (Fig. 32), auf die also der Druck des Deckblattes nur mittelbar durch die Vorblätter und Seitenblüten wirken kann.

Ganz dieselbe Überlegung aber gilt für die Aufteilung des in der Achselhöhle gegebenen Raumes zwischen Innen- und Außenseite einer einzelnen Blütenanlage. Betrachtet man etwa, um die Sache zu vereinfachen, ein Dichasium, in dem nur die Mittelblüte entwickelt ist — solche gibt es ja (Fig. 2), wie schon erwähnt wurde — so ist nicht einzusehen, warum nur die Außenseite allein sich ausdehnen soll; die Innenseite wächst ja auch und drängt dabei einerseits die Außenseite hinaus, andrerseits hilft sie sicher auch beim Hinausdrängen des Deckblattes. Daraus folgt aber eine gleichmäßige Aufteilung des Raumes zwischen Außen- und Innenseite, keine Benachteiligung letzterer. Eine ungleiche Verteilung wäre denkbar, wenn man gleichsam einen festen Punkt in der Achselhöhle annehmen wollte, der nicht nach außen verschoben werden kann. Wenn etwa die Blütenanlage schon im jüngsten Zustand denselben Winkel mit der Achse bildet wie die erwachsene Blüte, so entfällt auf ihre Innenseite während der ganzen Entwicklung stets derselbe Teil des Raumes zwischen Deckblatt und Achse. Dieser ist aber in der geschlossenen Knospe offenbar kleiner als in der geöffneten, da in ersterer das Deckblatt steiler gegen die Achse aufgerichtet ist. Unter dem Raummangel in der Knospe würde in diesem Falle also nur die Außenseite der jungen Blüte zu leiden haben; sie wäre durch das fest anschließende Deckblatt gehemmt. Dagegen hätte die Innenseite genügend Raum zu ihrer Entwicklung. Der radiale Längsschnitt zeigt aber nichts derartiges; sondern die Blütenanlage stellt sich immer so ein, daß sie den Winkel zwischen Deckblatt und Achse halbiert.

Sind nun auch die Seitenblüten vorhanden, was ja meist der Fall ist, so ist die Sache viel weniger einfach und übersichtlich. Es läßt sich dann kaum eine sichere Angabe über die Verteilung des Druckes machen. Alle vorhandenen Blüten- und Blattanlagen beeinflussen sich gegenseitig; es ist nicht wahrscheinlich, daß eine bestimmte Verteilung des Druckes konstant erhalten bleibt, was ja der Fall sein müßte, wenn er auf die Form und innere Ausgestaltung der Blüte einen entscheidenden Einfluß haben soll. Auch bleibt es fraglich, ob er ganz gleichartig auf die Mittel- und die Seitenblüten wirken würde. In diesem Zusammenhang soll auch noch besonders auf den halbmondförmigen Querschnitt des jungen Fruchtknotens hingewiesen werden, der zeigt, daß die äußere Wand weniger hoch hinauf reicht als die innere: ein Umstand, der durchaus nicht für eine Förderung der Außenseite spricht.

Man kann sich auch deshalb so schwer eine klare Vorstellung von der Wirkung des Druckes bilden, weil keine Achselhöhle in sich abgeschlossen ist; sondern bei dem innigen Aneinanderlegen und Ineinanderschieben der Blüten- und Blattanlagen benachbarter Dichasien muß sich eine Druckänderung in einer Achselhöhle auch in den angrenzenden geltend machen. Es scheint mir überhaupt unmöglich, diesen wechselnden und in ihrer Wirkungsweise kaum faßbaren Druckverhältnissen einen entscheidenden Einfluß auf die Ausgestaltung des Fruchtknotens zuzuschreiben Auch möchte ich hervorheben, daß ich eine wirklich rein mechanische Erklärung der Placentation nicht für möglich halte. Denn die Placentation ist von äußeren Einflüssen unabhängig; sie hat meiner Auffassung nach keine biologische, sondern phylogenetische Bedeutung. Daher ist sie nur als ein von den Vorfahren ererbtes Merkmal verständlich, nämlich durch Einordnung in eine phylogenetische Reihe. Sie ist, kurz gesagt, kein Anpassungs-, sondern ein Organisationsmerkmal und als solches einer ausschließlich kausalen Erklärung nicht zugänglich und auch nicht bedürftig.

Nach Nawaschin kommt die Wachstumsförderung der Außenseite der Blütenanlage in ihrer Vorwölbung zum Ausdruck; die Blüte hat demnach eine plankonvexe Form. Wenn nun auch ein ungleicher Druck nicht in diesem Sinne wirkt, so könnte doch vielleicht eine solche Form aus anderen Ursachen zustande kommen. Aber Querschnitte durch verschiedene Blütengruppen (Fig. 32) zeigen, daß das nicht der Fall ist. Die meisten Blüten ergeben im Querschnitt ein Rhomboid; die mehr oder minder großen Abweichungen von dieser Grundform erscheinen als Folgen einer Anpassung an den gegebenen Raum, wobei eine gegenseitige Hemmung der Blüten- und Blattanlagen eintreten kann. Es kommt sogar gelegentlich gerade das Gegenteil der von Nawaschin beschriebenen Form zustande: eine flache Außen- und eine konvexe Innenseite.

Eine weitere Folge der Förderung der Außenseite ist nach Nawaschin's Darstellung, daß der Axenscheitel passiv in dieses einseitige Wachstum mitgezogen wird, wodurch er an die Basis der äußeren Fruchtknotenwand zu stehen kommt. Da die Hervorwölbung der Außenseite der Blüte und ihre Förderung im Wachstum meiner Ansicht nach nicht zutrifft, so ist auch die dadurch verursachte Verschiebung des Axenscheitels nicht zu erwarten; tatsächlich läßt sich an den Präparaten nachweisen, daß keine Verschiebung eintritt. Nawaschin's »Axenscheitel« ist ja offenbar mit dem zentralen Meristem, das als Anlage der Placenta auftritt (Fig. 13), identisch. Er ist nach Nawaschin[1] »von Anfang an der Fruchtknotenwand angewachsen, die axile Placenta erscheint somit wandständig«. Die meristematische Anlage der Placenta wächst, wie wir gesehen haben, in Verbindung mit der sich ringförmig erhebenden Fruchtknotenwand empor. Soweit ist die Übereinstimmung in der Entwicklung dieser beiden wohl mit Recht identifizierten Teile (Axenscheitel Nawaschin's und das in Fig. 13 erscheinende Meristem) eine vollkommene. Weiterhin aber weicht meine Darstellung von der Nawaschin's nicht unwesentlich ab: denn in einem Querschnitt durch eine Blütenanlage erscheint das Meristem nicht nur außen, sondern auch innen in der Fruchtknotenhöhle, während der »Axenscheitel« infolge der Verschiebung nur außen an der Basis der Fruchtknotenwand steht. Man kann allerdings insofern von einer Bevorzugung der Außenseite sprechen, als sie es ist, die normalerweise die Samenanlagen erzeugt. Aber der Anlage nach sind beide Seiten gleich, womit die Tatsache gut übereinstimmt, daß ab und zu auch innen Ovula zur Entwicklung kommen. Dabei können die 2 außen stehenden, die für *Betula* typisch sind, erhalten bleiben, dann tritt eine Vermehrung ein; oder es kommt 1 Samenanlage innen, 1 außen zur Entwicklung, in welchem Falle sie meist gekreuzt stehen (Fig. 33). Nawaschin berücksichtigt nur solche Fälle, wo eine Vermehrung eingetreten ist und sagt darüber:[2] »Die anatomische Untersuchung abnorm ausgebildeter Samenträger zeigte mir weiter, daß die Fähigkeit der Erzeugung von Samenanlagen dem Schacht'schen unfruchtbaren Samenträger überhaupt abgeht, denn derselbe trägt keine Samenanlagen, auch da, wo die letzteren in einem Fruchtknoten in Mehrzahl erzeugt werden. Sie sind in einem solchen Falle immer nur an der gemeinschaftlichen axilen Placenta wechselständig wie echte Blätter angeordnet, die beiden wandständigen Samenträger erweisen sich als unfruchtbar. Sie sind bloße Wandwucherungen des Griffelkanales, die dem sterilen Füllgewebe ihre Entstehung verdanken und mit der Erzeugung von Samenanlagen nichts zu tun haben.« Das ist insofern nicht richtig, als auch die 2 normalerweise vorhandenen Ovula nicht nur an der zentralen Scheidewand angeheftet sind, sondern teilweise auch an der äußeren Wand (Fig. 23) und zwar in einem Zeitpunkt, wo noch gar kein Füllgewebe ausgebildet wurde; daher kann die Verbindung mit der Wand nicht auf »einer partiellen Wucherung des Füllgewebes« beruhen, wie Nawaschin angibt.[2] Sie geht vielmehr auf die Placenta zurück, die in inniger Verbindung mit der Fruchtknotenwand emporwächst, wodurch sie selbst und durch ihre Vermittlung natürlich auch die von ihr erzeugten Ovula wandständig erscheinen müssen. Sagt doch Nawaschin selbst an einer Stelle[1]: »Die axile Placenta ist an ihrer äußeren Seite mit der Frucht-

[1] L. c., p. 7.

[2] L. c., p. 10.

knotenwand verschmolzen, während von ihrer freien, inneren Seite sich 2 laterale Segmente abgliedern«. Danach kommt die Verbindung der Ovula mit der Wand nicht ausschließlich sekundär durch eine Wucherung des Füllgewebes zustande. Nach dieser Auffassung beweisen Fälle, wie sie in Fig. 33 dargestellt sind, daß Schacht's unfruchtbarer Samenträger gelegentlich doch Ovula erzeugen kann. Jetzt erklärt sich auch die früher erwähnte, ab und zu beobachtete Weiterentwicklung des inneren Anteiles der Placenta, bei der sie seitlich frei wird; es tritt dann eine meristematische Vorwölbung auf, die ebenso wie bei der äußeren Placenta als Anlage eines Ovulums zu betrachten ist (Fig. 34). Einmal fand ich beide Anlagen an der inneren Placenta (Fig. 35). Da in diesem Falle keine anderen Druckverhältnisse vorausgesetzt werden können als sonst, so ist dieser Ausnahmsfall eine Stütze für meine Ansicht, daß die Placentation nicht ausschließlich durch Druck erklärt werden kann.

Als Resultat des Vergleiches meiner Untersuchung mit der Nawaschin's ergibt sich vollkommene Übereinstimmung; nur seine Angabe, daß der Axenscheitel nach außen verschoben wird, ist unrichtig; er behält seine zentrale Stellung bei. Die Erklärung durch ungleichen Druck, die Nawaschin dafür gibt, ist also nicht nur unmöglich, wie ich zu zeigen versuchte, sondern auch überflüssig. Hingegen ist die andere Ausdrucksweise, die Nawaschin selbst angibt, sehr gut verwendbar: der Axenscheitel verschmilzt sowohl mit der äußeren als auch mit der inneren Fruchtknotenwand. Eine wichtige Stütze für diese Auffassung ist das gelegentliche Auftreten von Samenanlagen an der inneren Seite der Fruchtknotenhöhle; es ist dann nach diesem Verhalten der axilen Placenta ganz verständlich, während es nach Nawaschin's Darstellung unmöglich wäre.

Schacht.

Nawaschin's Arbeit als die wichtigste und ausführlichste habe ich zuerst besprochen; jetzt möchte ich auf Schacht's Arbeit eingehen und dann auf die Wolpert's, der mit ihm im ganzen und großen übereinstimmt. Leider ist Schacht's Darstellung nicht sehr ausführlich. Er gibt an, daß sich bei *Betula* (*alba*) 2 wandständige Samenträger finden, deren einer Anfang Juni 2 Samenanlagen erzeugt, ohne jedoch die Entstehung dieser Samenträger genau zu schildern. Aber gerade dieser Teil der Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens ist sehr wichtig und erfordert daher eine eingehende Darstellung; denn er zeigt, daß der Schluß von der Wandständigkeit der Ovula auf ihre Wandbürtigkeit durchaus nicht zwingend ist.

Davon abgesehen steckt in Schacht's Arbeit eine Fülle von richtigen Beobachtungen, die durch die folgenden Untersuchungen durchaus bestätigt wurden. Er weist z. B. darauf hin, daß die Fruchtknotenhöhle erst unter den Narben gebildet wird;[1] dann hebt er das späte Erscheinen der Samenknospen und den langen Zeitraum zwischen Bestäubung und Befruchtung hervor;[2] da wir ferner gesehen haben, daß die Ovula meistens an der äußeren, gelegentlich aber auch an der inneren Fruchtknotenwand auftreten können, so muß seine Unterscheidung eines fruchtbaren und eines unfruchtbaren Samenträgers als richtig bezeichnet werden; allerdings nicht genau in Schacht's Sinn, denn Schacht gibt an,[3] »daß der unfruchtbare Samenträger niemals Samenknospen trägt.«

Zieht man außerdem Schacht's Arbeit »Zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Samenträger« in Betracht, so ergibt sich eine noch größere Übereinstimmung mit den Ergebnissen der neueren Untersuchungen. In dieser Arbeit trachtet er nämlich auf Grund seiner vielen Untersuchungen über die Blütenentwicklung eine abschließende Deutung des Fruchtknotens herauszuarbeiten. Es ist begreiflich, daß diese Darstellung für die Beurteilung von Schacht's

---

1 L. c., p. 48.
2 L. c., p. 51.
3 L. c., p. 44.

Auffassung sehr wichtig ist. So sagt er hier ausdrücklich, daß der Fruchtknoten der Betulineen[1] »aus einem sich becherartig oder röhrenförmig erhebenden Gebilde« entsteht, also ohne jede Verwachsung; ferner[2] »durch eine Vereinigung mit, oder richtiger durch eine nicht erfolgte Trennung des Mittelsäulchens von den wandständigen Samenträgern wird der Fruchtknoten mehrfächerig«. Die Narben können nach Schacht überall als Blätter betrachtet werden;[3] oberständige Fruchtknoten[4] »können als Blattorgan gedeutet werden, unterständige dagegen müssen in allen Fällen als Stengelorgan betrachtet werden.« Schacht selbst bezeichnet den Fruchtknoten der Birke als oberständig;[5] betrachtet man ihn hingegen als unterständig,[6] so ergibt sich aus den angeführten Stellen für den Fruchtknoten von *Betula* eine Deutung, die mit der Nawaschin's völlig übereinstimmt; um so mehr, als nach Schacht[1] »die Deutung der wandständigen Samenträger in nicht aus verwachsenen Blättern entstandenen Fruchtknoten sich nach der Deutung der letzteren richtet.« Es ist also von Schacht's Standpunkt aus Nawaschin's Deutung wenigstens prinzipiell möglich.

Es wurde schon bei der Besprechung von Nawaschin's Arbeit erwähnt, daß er Schacht's Samenträger für bloße Wandwucherungen des Griffelkanales erklärt. Ich glaube nicht, daß Nawaschin damit Recht hat: Schacht versteht unter »Samenträger« sicher die ganze Placenta von der Spitze der Fruchtknotenhöhle bis zu ihrem Grunde, nicht nur bis zu dem Punkt, wo das »Mittelsäulchen« endet. Das geht unter anderem sehr deutlich aus der schon zitierten Stelle hervor, wo es heißt »durch die nicht erfolgte Trennung des Mittelsäulchens von den wandständigen Samenträgern wird der Fruchtknoten im unteren Teile 2fächerig.« Diese Identifizierung der »Samenträger« Schacht's mit der Placenta scheint mir auch deshalb völlig berechtigt, weil an beiden die Anlage der Ovula in ganz gleicher Weise vor sich geht. Nach Nawaschin's eigenen Worten gliedert ja die axile, wandständige Placenta an ihrer freien inneren Seite die Samenanlagen ab; nach Schacht entwickelt der wandständige Samenträger 2 Samenknospen. Der wichtigste Unterschied zwischen der Auffassung Schacht's und der Nawaschin's bezieht sich demnach nicht auf die Stellung der Placenten beziehungsweise Samenträger, sondern auf ihre morphologische Wertigkeit: Schacht betrachtet sie als die Ränder der nicht getrennten Narbenblätter (läßt aber die Möglichkeit anderer Deutungen offen); Nawaschin weist nach, daß die Samenanlagen keine Beziehung zum Carpell zeigen, sondern unabhängig von ihm an einer axilen Placenta entstehen. Diese axile Placenta steht aber nicht zentral, sondern ist wandständig, wodurch die genetische Zugehörigkeit der Ovula nicht klar hervortritt.

Wolpert.

Infolge der großen Übereinstimmung zwischen Wolpert und Schacht wird vieles, was bei der Besprechung von Schacht's Auffassung gesagt wurde, auch hier seine Geltung haben müssen. Vor allem bezieht sich das auf Wolpert's Polemik gegen Nawaschin: er betrachtet die Placentation der Betulineen als eine wandständige und findet darin einen Gegensatz zu Nawaschin, der von einer Zentralplacenta spricht. Nun gebraucht Nawaschin wirklich öfter den Ausdruck »zentrale« Placenta aber an den entscheidenden Stellen heißt es stets »axil, durch Verwachsung mit der Fruchtknotenwand wandständig«. Deutlicher kann es doch nicht ausgedrückt werden, daß es sich nur um die morphologische Wertigkeit der Placenta handelt, nicht um ihre Stellung. Alle Einwände Wolpert's gegen die zentrale Placentation werden damit hinfällig.

---

1 Schacht, Zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Samenträger in »Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse«. Berlin 1854, p. 91.

2 L. c., p. 75.

3 L. c., p. 94.

4 L. c., p. 99.

5 L. c., p. 91.

6 Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, p. 492; Winkler in Engler, Pflanzenreich.

In der Entwicklungsgeschichte der Blüte, die Wolpert gibt, sind leider dieselben Stadien wie bei Schacht sehr kurz abgetan, nämlich gerade die, welche den Anfang der Entwicklung der Placenta zeigen. Wolpert schildert ausführlich die Anlage der Mittel- und Seitenblüten und der Vorblätter, dann die Entwicklung einer einzelnen Blüte bis zu dem Zustand, in dem sie in die Ruheperiode eintritt (das entspricht Nawaschin's 1. Stadium). Dann heißt es:[1] »Die weitere Entwicklung beruht darauf, daß der untere Teil des Fruchtknotens sein begonnenes Wachstum fortsetzt, während Griffel und Narben ihre Entwicklung abgeschlossen haben. Untersucht man einen jungen Fruchtknoten, dessen Narben zwischen den Deckblättern hervorragen, so findet man bereits die Samenanlagen als abgerundete Höcker an einer wandständigen Placenta angelegt.« Bei einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung müßte doch näher darauf eingegangen werden, wie es zu diesem Zustand kommt; aber Wolpert konstatiert nur, daß er bereits erreicht ist. Als unrichtig muß seine Auffassung von der Entstehung der Scheidewand bezeichnet werden. Er sagt darüber:[1] »Wenn die beiden Placenten sich in der Mitte des Fruchtknotens vereinigt haben, stellt dieser 2 Fächer dar.« Wir haben gesehen, daß die Scheidewand ganz einheitlich emporwächst und nie eine Verwachsung zeigt; man könnte höchstens sagen, die Placenten bilden in ihrem unteren gemeinsamen Teile die Scheidewand.

Hingegen hat Wolpert Schacht und Nawaschin gegenüber Recht, wenn er die äußere und die innere Fruchtknotenwand ihrer Anlage nach als gleichwertig betrachtet. Nach seiner Angabe stehen bei *Alnus Alnobetula* die 2 Samenanlagen, die zur Entwicklung kommen, meist so, daß eine rechts außen, die andere links innen an der Placenta erscheint (oder umgekehrt); der Spalt zwischen ihnen ist daher S-förmig. Diese Stellungsverhältnisse darf man aber nicht für die Betulineen verallgemeinern; wie schon erwähnt, entstehen bei *Betula* in der überwiegenden Zahl von Fällen beide außen. Wolpert betrachtet also die Anlage von 4 Samenknospen im Betulineen-Fruchtknoten als das ursprüngliche; Nawaschin dagegen offenbar die Zweizahl, da er ja die 2 Samenanlagen für das letzte von der Achse entwickelte Blattpaar hält. Ohne auf die ganze Frage näher einzugehen, möchte ich nur auf den Widerspruch zwischen diesen beiden Annahmen hinweisen. Die Konstatierung der Fertilität der inneren Fruchtknotenwand ist jedenfalls das wichtigste Resultat von Wolpert's Untersuchung, soweit sie sich auf die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte bezieht.

Wir können also zusammenfassend sagen, daß die Ergebnisse der Untersuchungen über die Entwicklung der weiblichen Blüte von *Betula*, die im ersten Augenblick so abweichend erscheinen, sich bei näherer Betrachtung in Einklang bringen lassen. Schacht stellt die Entwicklungsgeschichte vollkommen richtig dar; Nawaschin's Hauptverdienst, sein Fortschritt dem älteren Autor gegenüber, ist der Nachweis der axilen Natur der wandständigen Placenta; falsch ist nur seine Angabe, daß sie an der äußeren Fruchtknotenwand allein emporwächst. Wolpert schließt aus dem Auftreten von Samenanlagen an der inneren Wand, daß diese der Anlage nach der äußeren gleichwertig sein muß; ich versuchte zu zeigen, daß man zu dieser Gleichwertigkeit nicht nur durch Schlußfolgerungen gelangt, sondern daß sie sich in der Entwicklungsgeschichte der Blüte direkt nachweisen läßt.

[1] L. c., p. 48.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer Hofrat v. Wettstein für seine gütige Hilfe bei der Ausführung meiner Arbeit aufs herzlichste zu danken.

Erklärung der Figuren.

In allen Figuren bedeutet: D = Deckblatt; V = Vorblatt; M = Mittelblüte; S = Seitenblüte; Gfb = Gefäßbündel. I = Integument; N = Nucellus; a = äußere, dem Deckblatt zugewendete Seite; i = innere, der Achse zugewendete Seite; Bl = Blütenanlage.

Fig. 1. Querschnitte durch ein Dichasium in verschiedener Höhe; 1 = tiefster, 3 = höchster Schnitt.
» 2. » » » Dichasien, in denen die Seitenblüten fehlen.
» 3. » » » einen fertigen Fruchtknoten; 1 = tiefster Schnitt.
» 4. Längsschnitt durch eine sehr junge Inflorescenz (3. VII. 1915).
» 4*a*. lospräparierte Deckblätter, in ihren Achseln die Anlagen der Dichasien.
» 5. Längsschnitt durch eine Inflorescenz vom 11. X. 1915.
» 5*a*. 2 von der Spindel losgelöste Dichasien.
» 6. Querschnitt durch ein etwas älteres Dichasium.
» 7. Radialschnitt durch eine Blütenanlage, die Einsenkung an ihrem Scheitel zeigend.
» 8. Querschnitte „ » » ; der oberste Schnitt (3) trifft nur mehr die beiden Narbenanlagen.
» 9. Tangentialschnitt durch eine Blütenanlage; Erhebung der Narben.
» 10. Querschnitte durch eine Blüte, die nicht gezeichneten Schnitte sind mitgezählt!
» 11. » » » etwas ältere Blüte, die nicht gezeichneten Schnitte sind mitgezählt!
» 12. Teil eines Tangentialabschnittes, stark vergrößert; Andeutung des Gefäßbündels.
» 13. 4 aufeinanderfolgende Querschnitte; meristematische Zellen stark ausgezogen.
» 14. Querschnittserie durch einen jungen Fruchtknoten; die meristematische Anlage der Placenta schraffiert.
» 15. Teil eines Querschnittes, die Weiterentwicklung der äußeren Placenta zeigend.
» 16. Tangentialschnitt, der Linie *a*........*b* in Fig. 14_9 entsprechend.
» 17*a* und *b*. Tangentialschnitte; 17 *a* = dem Deckblatt näher gelegener Schnitt; Placenta durch Schraffierung angedeutet.
» 18. Serie von Querschnitten durch einen Fruchtknoten mit gelappter wandständiger Placenta.
» 19. Radialschnitte; 1 = durch die Mitte der Blüte gehender Schnitt.
» 20. Querschnitt; Entstehung der zentralen Scheidewand.
» 21. Tangentialschnitt durch einen Fruchtknoten; Anlage der Ovula.
» 22. Mittlerer Teil eines Tangentialabschnittes durch einen älteren Fruchtknoten.
» 23. Querschnittserie; Fruchtknoten am Grunde schon 2 fächerig.
» 24. Querschnitt; Entstehung des Integumentes.
» 25. » ; meristematischer Rest an der inneren Wand des Fruchtknotens.
» 26. » durch einen Fruchtknoten oberhalb der Ovula; Ausbildung des Füllgewebes.
» 27*a* und *b*. Querschnitt durch einen Fruchtknoten; noch höher oben als Fig. 26.
» 28*a* und *b*. 2 Querschnitte durch den Griffelteil eines Fruchtknotens von *Betula papyrifera*; 28*a* tiefer unten als 28*b*.
» 29*a* und *b* Querschnitte; Verschluß der Fruchtknotenhöhle durch das Füllgewebe.
» 30. Querschnitt durch den seitlichen Rand eines Fruchtknotens, an dem eben die Bildung der Flügel beginnt.
» 31. Flügel einer fast reifen Frucht im Querschnitt.
» 32. Querschnitte durch verschiedene Dichasien; Form der Blütenanlagen!
» 33. » » Fruchtknoten mit gekreuzt stehenden Samenanlagen.
» 33*a*. Fruchtknoten mit 2 Ovulis in einem Fach.
» 34*a*. Querschnitt; 2 gekreuzt stehende Ovula als meristematische Höcker angelegt.
» 34*b*. » ; außer den 2 Ovulis an der äußeren Placenta eines an der inneren Placenta angelegt.